ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 33, 1, 1999

УДК 576.895.122.2 : 591.463

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ МУЖСКОЙ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ ТРЕМАТОД РОДА PROSTHODENDRIUM (TREMATODA: LECITHODENDRIIDAE)

© И. М. Подвязная

Исследованы анатомические и ультраструктурные особенности мужской половой системы трематод *Prosthodendrium mirabile* и *P. ascidia*. У представителей сем. Lecithodendriidae на примере изученных видов впервые достоверно показано наличие истинной половой бурсы. У *P. mirabile* выявлены три типа простатических желез, открывающихся в выводные протоки мужской половой системы, у *P. ascidia* обнаружены лишь два из них. Предполагается, что это связано с разной степенью редукции половой бурсы. В непарном семяпроводе у обоих видов описан ресничный эпителий.

Морфология мужской половой системы трематод сем. Lecithodendriidae остается недостаточно изученной. Световая микроскопия, до сих пор служившая единственным методом ее исследования, не позволяет с необходимой точностью описать многие важные детали строения у таких мелких объектов, как представители данной группы червей. В результате строение отдельных органов трактуется в литературе по-разному. Вместе с тем многим морфологическим особенностям половой системы придается особое значение в систематике группы. Сказанное выше и определило задачу настоящего исследования — полное описание тонкого строения мужской половой системы двух типичных представителей лецитодендриид — *Prosthodendrium mirabile* и *P. ascidia.*

Трематоды были собраны из передней и средней частей кишечника летучих мышей *Myotis dasycneme* и *M. brandtii* в летний период в Воронежском государственном заповеднике. Фиксация и обработка материала осуществлялась согласно описанной ранее методике (Подвязная, 1994).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Общий план строения. Изученные виды имеют сходный план строения мужской половой системы. Два овальных семенника расположены симметрично латерально на уровне брюшной присоски (рис. 1, *а, б*). От их передней части с дорсальной стороны отходят тонкие семявыносящие канальцы, направленные навстречу друг другу. В середине тела они сливаются в короткий общий проток — семяпровод, который входит в половую бурсу с дорсальной стороны (рис. *1, в*). Внутри половой бурсы семяпровод расширяется и переходит в относительно крупный вытянутый, сильно извитой семенной пузырек (рис. 1, *в*). Дистальный конец семенного пузырька отделен перетяжкой от семяизвергательного канала. Проксимальная часть последнего образует мешковидную полость — простатический резервуар (рис. 1, *в*). Дистально семяизвергательный канал продолжается узким протоком, впадающим в половой атриум (рис. 1, *в*). Половой атриум расположен медианно, на вентральной поверхности тела перед брюшной присоской (рис. 1, *а, б*). В выводные протоки мужской половой системы *P. mirabile* открываются простатические железы трех разных типов (рис. 1, *в*), у *P. ascidia* обнаружены лишь два из них.

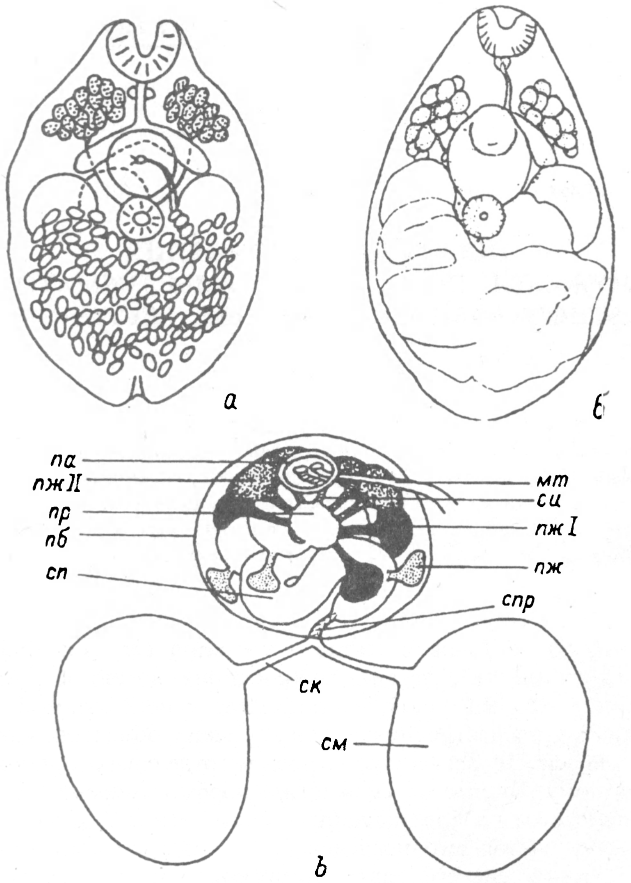

Рис. 1. Общий план строения мужской половой системы *Prosthodendrium ascidia* и *P. mirabile*.

а — общий вид *P. ascidia*; *б* — общий вид *P. mirabile* (по Zdzitowiecki, 1969); *в* — схема строения мужской половой системы *P. mirabile*; *мт* — метратерм; *па* — половой атриум; *пб* — стенка половой бурсы; *пж* — простатические железы, впадающие в семенной пузырек; *пж* I — простатические железы, впадающие в семяизвергательный канал, I типа; *пж* II — простатические железы, впадающие в семяизвергательный канал, II типа; *пр* — простатический резервуар семяизвергательного канала (pars prostatica); *си* — терминальная часть семяизвергательного канала (cirrus tube); *ск* — семявыносящие канальцы; *см* — семенники; *спр* — семяпровод; *сп* — семенной пузырек.

Fig. 1. General scheme of the male reproductive system of *Prosthodendrium ascidia* and *P. mirabile*.

Тонкое строение. Учитывая большое ультраструктурное сходство мужской половой системы *P. mirabile* и *P. ascidia*, мы сочли возможным дать общее описание для обоих видов, отдельно отметив немногие установленные между ними различия.

Семенники окружены снаружи мембрановидной пограничной пластинкой и тонким слоем мышечных волокон. Изнутри к пограничной пластинке прилегают немногочисленные структурные клетки семенников, центральную часть гонад занимают мужские половые клетки на разных стадиях созревания.

Эпителиальная выстилка семявыносящих канальцев образована плоскими трубковидно изогнутыми клетками, края которых соединены септированными десмосомами (рис. 2, *а*; см. вкл.). Апикальная поверхность эпителия лишена выростов типа ламелл или микроворсинок, описанных у других трематод (Otubanjo, 1980; Hendow, James, 1988), и образует лишь крупные складки. Базальная мембрана клеток подстилается тонкой электронноплотной пограничной пластинкой, окруженной отдельными мышечными пучками (рис. 2, *а*). В цитоплазме клеток отмечены в небольшом количестве свободные рибосомы, мелкие митохондрии, комплексы Гольджи, единичные везикулярные включения. Спермии в узком просвете канальцев наблюдаются редко, вероятно, они быстро минуют этот участок протоков.

От семявыносящих канальцев семяпровод отличается большей толщиной протока и величиной просвета, а также строением апикальной поверхности эпителия, которая на всем его протяжении несет реснички и хорошо выраженные ламеллярные выросты (рис. 2, *б*). Пучок ресничек направлен в сторону семенного пузырька, при этом заметно выдается в полость последнего (рис. 2, *в*).

Семенной пузырек выстлан пластинчатыми эпителиальными клетками, как и в предшествующих отделах, соединенными между собой септированными контактами (рис. 2, *г*). Апикальная поверхность эпителия несет ламеллярные выросты иногда довольно сложной конфигурации (рис. 2, *г*). В остальном он имеет такое же строение, как в семявыносящих канальцах и семяпроводе. Мышечная обкладка протока образована здесь редко расположенными пучками кольцевых волокон, часто лежащими в углублениях эпителиальной пластинки под тонкой мембрановидной пограничной пластинкой (рис. 2, *г*; 5, *а*). Обширная полость семенного пузырька всегда заполнена сперматозоидами. Некоторые из них находятся в тесном контакте со стенкой протока, соприкасаясь с ней мембранами (рис. 2, *д*; 3, *а*; см. вклейку). В местах контакта, как правило, наблюдаются небольшие углубления на апикальной поверхности выстилки. Вблизи этих участков отмечены также небольшие впячивания апикальной мембраны эпителиальных клеток, свидетельствующие, очевидно, о процессах эндо- или экзоцитоза (рис. 2, *д*). У *P. mirabile* и *P. ascidia* стенки семенного пузырька в отдельных местах пронизаны протоками одноклеточных простатических желез, расположенных в половой бурсе (рис. 1, *в*). У обоих этих видов эти железы имеют сходное строение, в целом характерное для секреторно активных клеток: цитоплазма содержит развитый шероховатый ЭПР, несколько комплексов Гольджи, крупные периферически расположенные митохондрии (рис. 3, *а, в*). Продуцируемый железами семенного пузырька секрет имеет вид овальных гранул, состоящих из гомогенного электронноплотного материала. Протоки желез в дистальной части снабжены опорным слоем микротрубочек (рис. 3, *г*). К эпителию семенного пузырька протоки крепятся кольцевой септированной десмосомой (рис 3, *б*).

Проксимальная часть семяизвергательного канала, расширенная в мешковидный резервуар (pars prostatica), образована эпителием, сходным с выстилкой семенного пузырька (рис. 4, *а, б*; см. вкл.). Небольшие различия касаются строения апикальной поверхности клеток, которая в семяизвергательном канале почти лишена ламелл и образует в основном короткие широкие складки (рис. 4, *а, б*). Толщина эпителия, также как и объем полости, зависят от степени сокращения мышечной стенки протока, которая здесь довольно мощно развита и представлена, в отличие от предшествующих отделов, двумя слоями — кольцевых и продольных волокон (рис. 4, *а, б*). Когда мышцы сжаты, объем полости уменьшается, а стенка его значительно утолщается. При этом возникает дополнительная складчатость апикальной и базальной мембран эпителиальных клеток. В таком состоянии простатический резервуар не содержит сперматозоидов (рис. 4, *а, б*) Когда мышцы расслаблены, просвет полости шире и заполнен спермиями, а его эпителиальная стенка становится почти такой же тонкой, как выстилка семенного пузырька. Регуляция деятельности простатического резервуара, вероятно, осуществляется с участием нервных окончаний, которые вокруг этой части протока особенно многочисленны (рис. 5, *г*; см. вкл.).

У *P. mirabile* в простатический резервуар открываются железы двух типов (рис. 1, *в*). Одна группа желез, протоки которых расположены более проксимально, продуцирует мелкие секреторные гранулы неправильной формы, состоящие из гомогенного материала очень высокой электронной плотности (рис. 3, *д*; 4, *б*). Железы второго типа, впадающие в дистальную часть простатического резервуара, образуют секреторные включения более крупных размеров с неоднородной структурой содержимого, похожего на гликопротеиновый секрет (рис. 3, *е*; 4, *б*). У *P. ascidia* обнаружен лишь один тип железистых клеток, впадающих протоками в простатический резервуар (рис. 4, *а*, *в*). По виду секреторных гранул они аналогичны второму типу желез простатического резервуара *P. mirabile*. Все упомянутые простатические железы и их протоки имеют однотипное строение, схожее с железами семенного пузырька (рис. 3, *д*, *е*; 4, *в*).

Узкий терминальный участок семяизвергательного канала выстлан продолжением тегумента покровов (рис. 5, *в*, *г*). На границе с простатическим резервуаром хорошо прослеживается септированный контакт между двумя типами эпителия (рис. 5, *в*). Тегумент подстилается тонкой пограничной пластинкой и двумя мышечными слоями, из которых лучше развит внутренний кольцевой (рис. 5, *г*).

Завершая описание мужской половой системы *P. mirabile* и *P. ascidia*, необходимо кратко остановиться на строении стенки половой бурсы. Под световым микроскопом у *P. ascidia* она практически не видна, а только угадывается по компактному расположению окруженных ею протоков и желез. Электронная микроскопия показала, что в состав стенки половой бурсы у обоих видов входит мембрановидная пограничная пластинка и лежащий кнаружи от нее один слой мышечных волокон. У *P. ascidia* этот слой очень тонкий (рис. 5, *б*), но прослеживается на всем протяжении, у *P. mirabile* он развит достаточно хорошо (рис. 5, *а*).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Лоосс, посвятивший много исследований лецитодендриоидным трематодам, категорически отвергал наличие мускулистой сумки цирруса у описанных им видов лецитодендриид, в том числе и принадлежащих роду *Prosthodendrium* (Looss, 1894, 1896, 1902). Считая этот вопрос принципиальным, он резко полемизировал с современными ему исследователями, употреблявшими в отношении этих трематод термины «карман» или «сумка цирруса» (Braun, 1900), и каждый раз подчеркивал ложность мембрановидной структуры, окружающей семенной пузырек и простатическую часть, которую трактовал как слой сильно сплющенных паренхимных клеток. Исключительно высокое качество всех описаний Лоосса, вероятно, и послужило причиной того, что утверждение это было принято фактически на веру, зафиксировано в соответствующих диагнозах (Dubois, 1955, 1960; Odening, 1964; Хотеновский, 1975) и в дальнейшем не подвергалось пересмотру.

Исследование на ультраструктурном уровне двух видов *Prosthodendrium*, являющихся типичными представителями лецитодендриид, позволило установить, что в действительности упомянутая оболочка вокруг семенного пузырька и простатической части (ложная бурса) состоит из мембрановидной пограничной пластинки и прилегающего к ней слоя мышечных волокон. Причем у *P. ascidia* мускульная обкладка развита довольно слабо и тем хуже заметна, чем более заполнен спермиями семенной пузырек; а у *P. mirabile*, у которого был описан так называемый «ложный циррус» (Zdzitowiecki, 1969), мышечный слой развит значительно лучше и его присутствие, как и функциональная активность, не вызывают сомнений. Таким образом, можно считать доказанным наличие истинной сумки цирруса по крайней мере у некоторых лецитодендриид, которым ранее приписывалась ложная бурса или простатическая масса. Очевидно вместе с тем, что в пределах данной группы сосальщиков она вторично подверглась редукции, у разных видов выраженной в неравной степени. При этом одни формы, например *P. mirabile*, еще сохраняют способность к выворачиванию вместе с половым атриумом дистальной части семяизвергательного канала [что, безусловно, не является новоприобретением, как считал Хотеновский (1974)], а у других — стенка бурсы настолько тонка, что не всегда бывает видна под световым микроскопом.

Из сказанного выше вытекает необходимость пересмотреть в пределах сем. Lecithodendriidae таксономическое значение такого признака, как ложная бурса, который фактически приравнивался к ее полному отсутствию (Looss, 1894, 1896, 1902; Odening, 1964; Хотеновский, 1975, и др.).

Нельзя обойти вниманием отмеченные различия в строении железистого аппарата мужской половой системы у двух изученных видов *Prosthodendrium*. Напомним, что у *P. mirabile* в простатическую часть семяизвергательного канала открываются железы двух типов, а у *P. ascidia*, по полученным данным, с аналогичным отделом связана лишь одна группа железистых клеток. Можно предположить, что секреторная деятельность простатических желез, отсутствующих у *P. ascidia* и обнаруженных у *P. mirabile*, каким-то образом связана с функциональной активностью половой бурсы. Очевидно, что ввиду глубокой степени редукции мышечной стенки половая бурса *P. ascidia* практически полностью утратила свое функциональное значение. Возможно, именно с этим и связано исчезновение у этого вида упомянутых железистых образований. В пользу высказанного предположения свидетельствует и тот факт, что аналогичный тип желез отсутствует у исследованного нами ранее представителя лецитодендриоидных трематод *Allassogonoporus amphoraeformis*, полностью лишенного половой бурсы (Подвязная, 1996).

В целом ультраструктурной организацией отдельных участков мужской половой системы (но не ее анатомическими особенностями) *P. ascidia* и *P. mirabile* обнаруживают значительное сходство с *A. amphoraeformis*. В посвященной аллассогонопорусам публикации (Подвязная, 1996) приведено подробное сравнение полученных результатов с обобщенными электронно-микроскопическими данными по другим видам трематод (Threadgold, 1975; Grant, e. a., 1976; Otubanjo, 1980; Wittrock, 1986; Hendow, James, 1988; Awad, Probert, 1989; Zdarska e. a., 1991; Sharma, e. a., 1994, и др.). Основные положения этого обсуждения в полной мере можно отнести и к вновь изученным видам. Вместе с тем, представляется важным отметить следующее. Напомним, что у *A. amphoraeformis* впервые для трематод были описаны железы, открывающиеся протоками в семенной пузырек, и ресничные структуры в эпителии выводных протоков. Оказалось, что эти структурные особенности мужской половой системы характерны и для обоих исследованных видов *Prosthodendrium*, что говорит об их достаточно широком распространении у трематод.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 94-04-12098.

Список литературы

Подвязная И. М. Тонкое строение пищеварительной системы Allassogonoporus amphoraeformis (Trematoda: Allassogonoporidae) // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 5. С. 403—409.

Подвязная И. М. Тонкое строение мужской половой системы и генитального атриума паразита летучих мышей Allassogonoporus amphoraeformis (Trematoda: Allassogonoporidae) // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 3. С. 229—235.

Хотеновский И. А. К систематическому положению трематод родов Acanthatrium Faust, Mesothatrium (Scarbilovich) и Papillatrium Richard (Trematoda: Lecithodendriidae) // Паразитология. 1974. Т. 8, вып. 5. С. 394—401.

Хотеновский И. А. К ревизии систематического положения трематод семейства Lecithodendriidae Luhe 1901 // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. 1975. Т. 25. С. 185—195.

Awad A. H. H., Probert A. J. Transmission and scanning electron microscopy of the male reproductive system of Schistosoma margrebowiei La Roux 1933 // J. Helminthol. 1989. Vol. 63. P. 197—205.

Braun M. Trematoden der Chiroptera // Ann. Nat. Hof. 1900. Bd 15, H. 1. S. 217—236.

Dubois G. Les trematodes de Chiropteres de la collection Villy Aellen. Etude suivre d'une revision du sous-genre Prosthodendrium Dollfus, 1931 (Lecithodendriidae Luhe) // Rev. Suisse Zool. 1955. T. 62, N 3. P. 469—506.

Dubois G. Contribution a l'etude des Trematodes de Chiropteres. Revision du sous-genre Prosthodendrium Dollfus 1931 et de genres Lecithodendrium Looss, 1896 et Pycnoporus Looss, 1899 // Rev. Suisse Zool. 1960. T. 67, N 1. P. 1—80.

Grant W. C., Harkema R., Muse K. E. Ultrastructure of Pharyngostomoides procyonis Harkema 1942 (Diplostomatidae). I. Observations on the male reproductive system // Journ. Parasitol. 1976. Vol. 62. P. 39—49.

HendowH. T., James B. L. The ultrastructure of the male reproductive ducts in Maritrema linguilla (Digenea: Microphallidae) // Int. Journ. Parasitol. 1988. Vol. 18, N 2. P. 221—229.

Looss A. Die Distomum unserer Fish und Froche. Neue Utersuchungen über Ban und Entwicklung des Distomen Karpers // Biblioth. Zool. 1894. Bd 6, H. 16. S. 1—293.

Looss A. Recherches sur la faune parasitaire de l'Egypt. Premier partie // Mem. Pres. l'Inst. Egyptien. 1896. T. 3. P. 1—296.

Looss A. Ueber neue und bekannte Trematoden aus Seeschildkroten. Nebst Erorterungen zur Systematic und Nomenclatur // Zool. Jb. Syst. 1902. Bd 16, H. 3—6. S. 411—894.

Odening K. Exkretionssystem und Systematische Stellung einger Fledermanstrematoden aus Berlin und Umgebung hebst Bemerkungen zum Lecithodendrioiden Komplex // Z. Parasitenk. 1964. Bd 24, H. 5. S. 453—483.

Otubanjo O. A. Schistosoma mansoni: the ultrastructure of the ducts of the male reproductive system // Parasitology. 1980. Vol. 81. P. 565—571.

Sharma P. N., Swarnakar G., Hanna R. E. B. Ultrastructure of the male reproductive system in a rumen amphistome Cotylophoron cotylophoron // Journ. Helminthol. 1994. Vol. 68, N 3. P. 255—258.

Threadgold L. T. Fasciola hepatica: the ultrastructure of the epithelium of the seminal vesicle, the ejaculatory duct and cirrus // Parasitology. 1975. Vol. 71. P. 437—443.

Wittrock D. D. Histochemical and ultrastructural studies of the prostate gland of Quinqueserialis quinqueserialis (Trematoda: Notocotylidae) // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1986. Vol. 105, N 4. P. 365—375.

Zdarska Z., Soboleva T. N., Sterba J., Valkounova J. Ultrastructure of the male reproductive system of the trematode Brachylaimus aequans // Folia Parasitol. 1991. Vol. 38. P. 33—37.

Zdzitowiecki K. Helminths of bats in Poland. II. Trematodes of the subfamily Lecithodendriinae // Acta Parasit. Polon. 1969. Vol. 16. P. 207—226.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург 199034 Поступила 29.12.1997

STRUCTURAL PECULIARITIES OF THE MALE REPRODUCTIVE SYSTEM OF TREMATODES OF THE GENUS PROSTHODENDRIUM (TREMATODA: LECITHODENDRIIDAE)

I. M. Podvyaznaya

Key words: Prosthodendrium, Lecithodendriidae, cirrus sac, pseudobursa, prostate glands, male reproductive ducts, ultrastructure.

SUMMARY

The male reproductive system of *Prosthodendrium ascidia* and *P. mirabile* has much in common. It includes two testes, two vasa efferentia, vas deferens, seminal vesicle, ejaculatory duct with pars prostatica and cirrus tube, and accessory glands. Seminal vesicle, ejaculatory duct and prostate glands are embodied in cirrus sac in both species. The wall of cirrus sac consists of basement lamina and one muscle layer. In *P. ascidia* this layer is very thin, but in *P. mirabile* it is rather well developed. The existence of cirrus sac in trematodes of the genus *Prosthodendrium* was denied many times in literature. The absence of cirrus sac was fixed in diagnosis of the genus *Prosthodendrium* and even in some diagnosis of the family Lecithodendriidae and subfamily Lecithodendriinae (Odening, 1964; Хотеновский, 1975). Thus, the obtained data raise the question about the review of taxonomic significance of this morphological feature. Testes contain two types of cells: germinal ones and very few somatic supporting cells, located in peripheral region of gonades under thin basement lamina, surrounded by sparse muscle layer. The male reproductive ducts except cirrus tube are lined with flat epithelial cells, joined by septate desmosomes, cirrus tube is lined with thin aspinose tegument. Basement lamina around duct epithelium is underlined by the only circular muscle layer in vasa efferentia, vas deferens and seminal vesicle; and by circular and longitudinal muscle layers in ejaculatory duct and cirrus tube. In vas deferens and seminal vesicle the luminal surface of epithelium forms elongate lamellae. In vas deferens epithelial cells have also cilia, that congregate in a bundle, directed towards seminal vesicle. *P. mirabile* possesses three types of unicellular prostate glands. The glands of one type open into seminal vesicle, the glands of two other types open into pars prostatica. In *P. ascidia* only two groups of prostate glands were found: the first one connected with seminal vesicle and the other one — with pars prostatica. The deep extent of reduction of cirrus sac in *P. ascidia* is proposed to cause the loss of one type of accessory glands of pars prostatica in this species.

Вклейка к ст. И. М. Подвязной

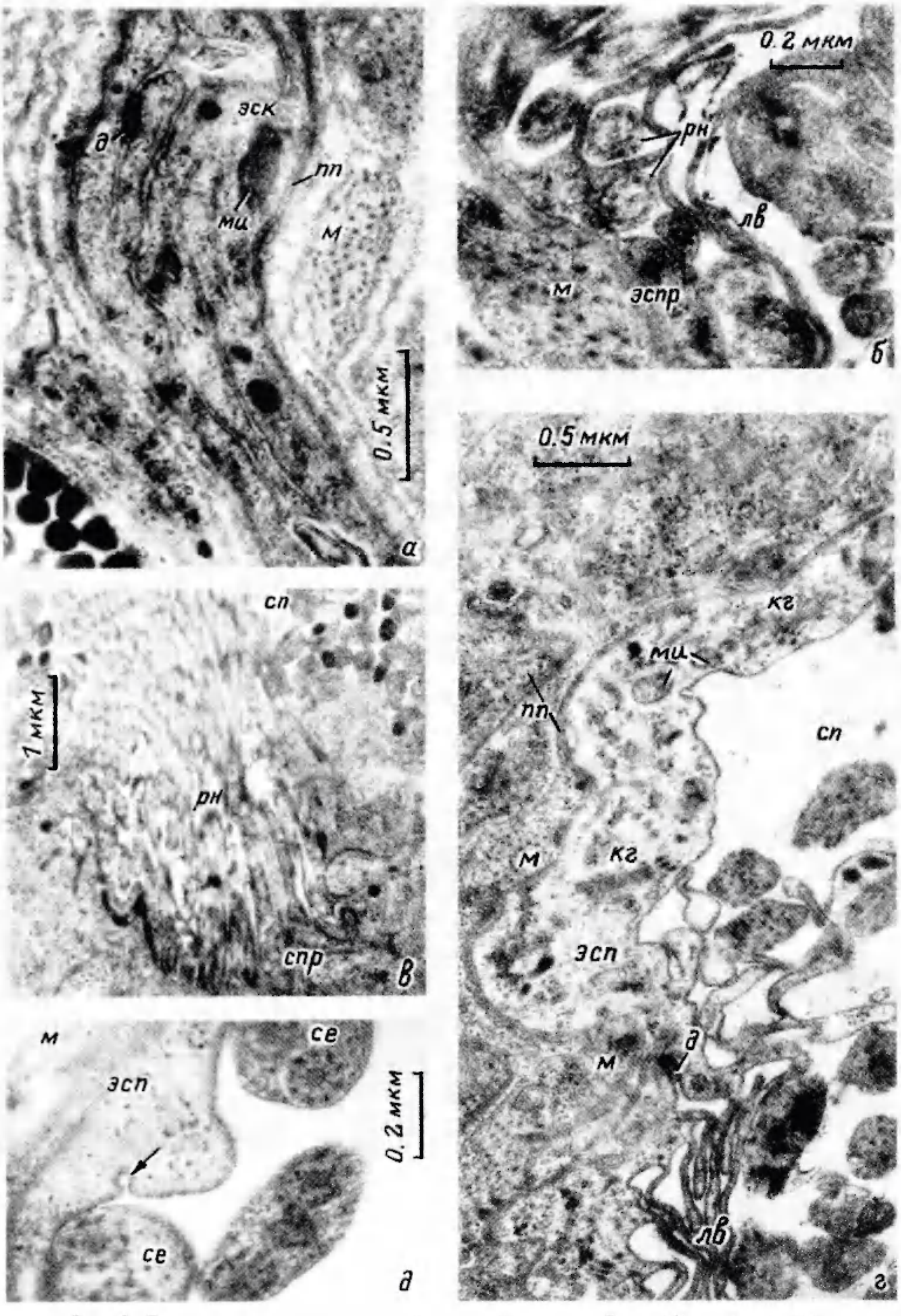

Рис. 2. Выводные протоки мужской половой системы *P. ascidia* и *P. mirabile*.

а — продольный срез через *ск P. mirabile*; *б* — косо-поперечный срез через *спр P. mirabile*; *в* — впадение *спр* в *сп* у *P. mirabile*; *г* — стенка *сп P. mirabile*; *д* — участок эпителия *сп P. ascidia*; *д* — десмосома; *кг* — комплекс Гольджи; *лв* — ламеллярные выросты; *м* — мышцы; *ми* — митохондрии; *пп* — пограничная пластинка; *рн* — реснички; *се* — спермии; *эск* — эпителий *ск*; *эсп* — эпителий *сп*; *эспр* — эпителий *спр*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. The male reproductive ducts of *P. ascidia* and *P. mirabile* (*а* — vas efferens; *б*, *в* — vas deferens; *г*, *д* — seminal vesicle).

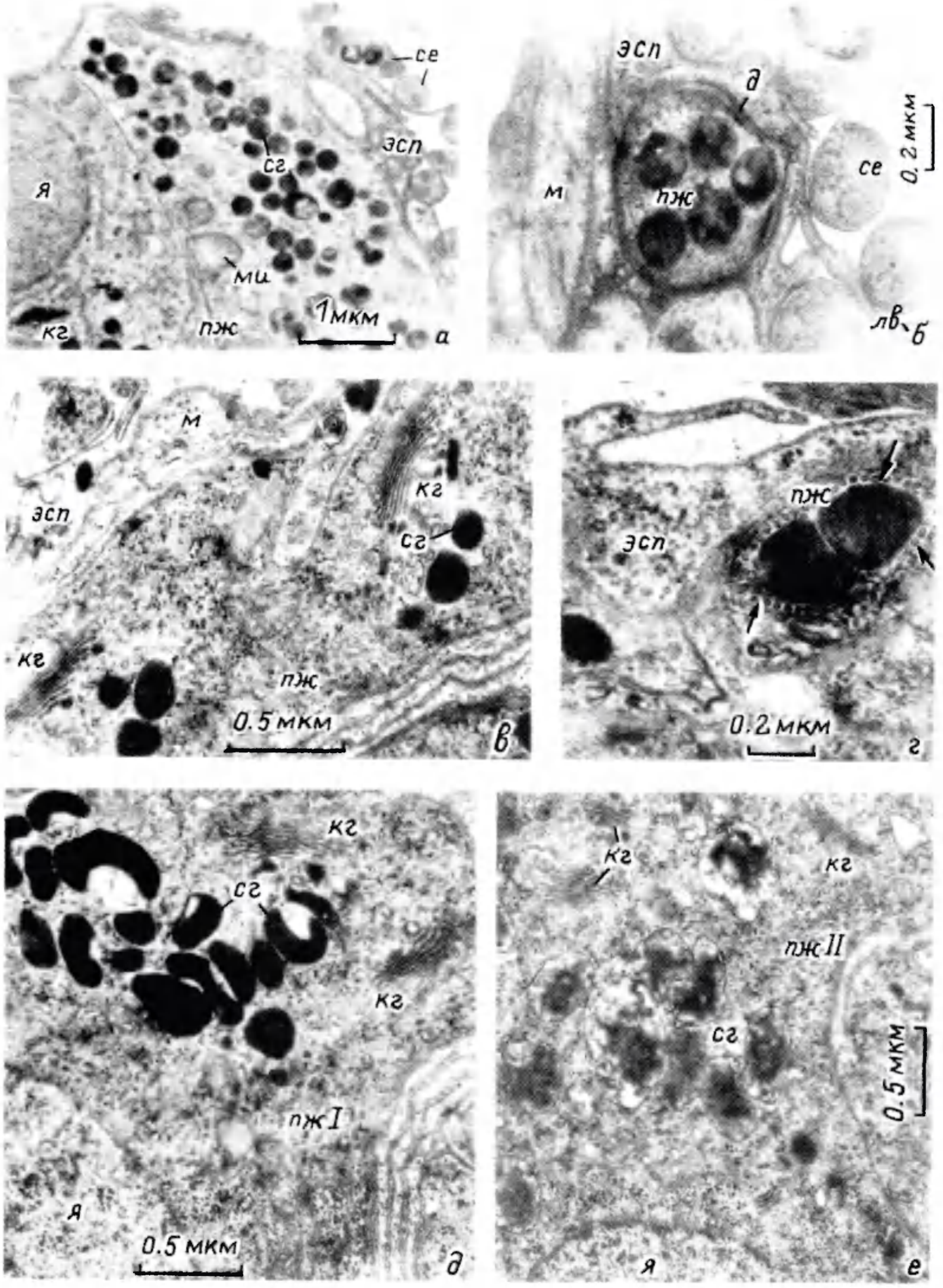

Рис. 3. Простатические железы *P. ascidia* и *P. mirabile*.

а, б — простатические железы, впадающие в семенной пузырек *P. ascidia*; *в, г* — простатические железы, впадающие в семенной пузырек *P. mirabile*; *д* — простатические железы I типа, впадающие в *пр P. mirabile*; *е* — простатические железы II типа, впадающие в *пр P. mirabile*; *сг* — секреторные гранулы; *я* — ядро; стрелки — микротрубочки в протоках простатических желез.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2.

Fig. 3. The prostate glands of *P. ascidia* (*а, б*) and *P. mirabile* (*в—е*).

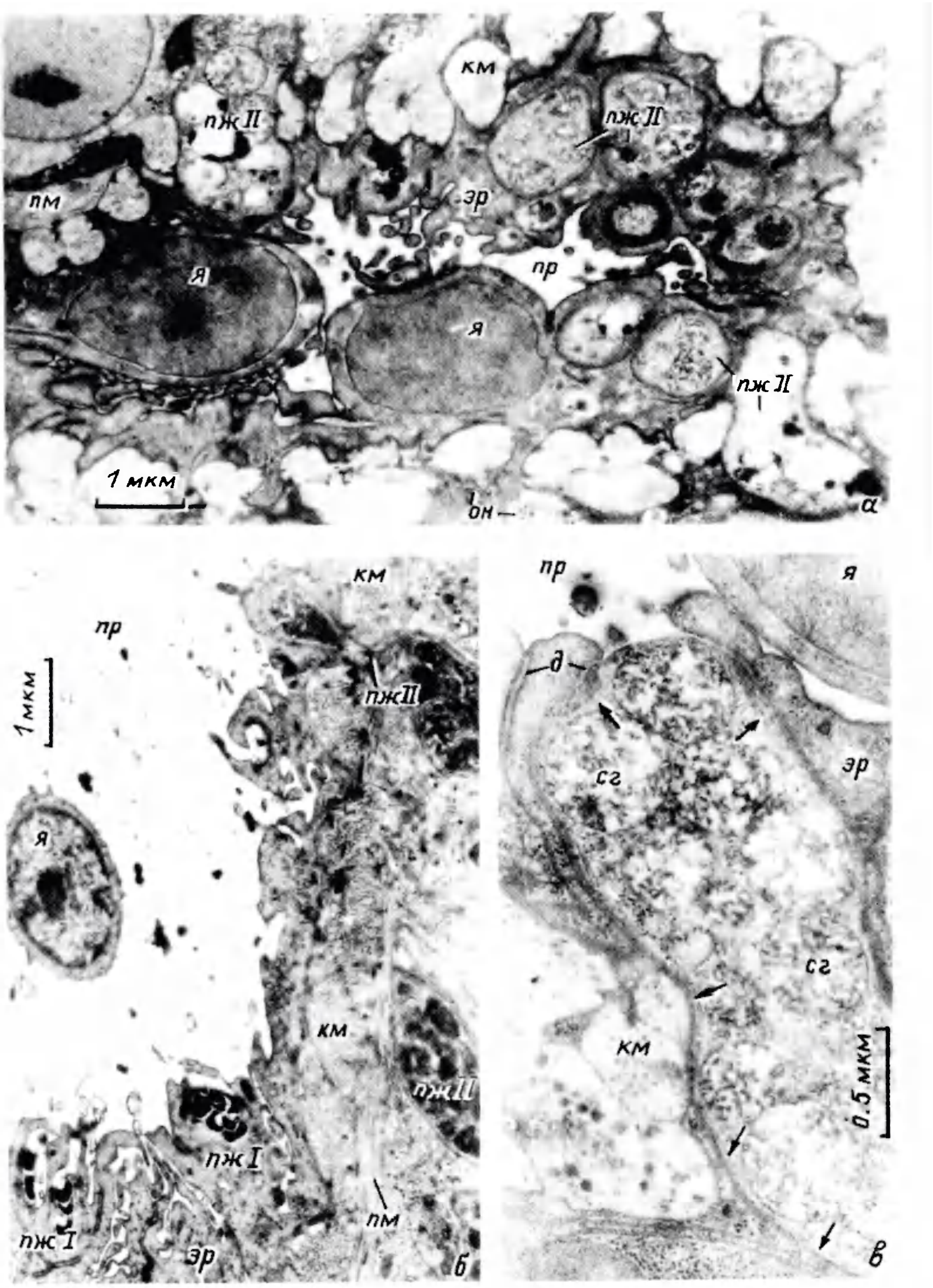

Рис. 4. Простатический резервуар семяизвергательного канала *P. ascidia* и *P. mirabile*.

а — простатический резервуар *P. ascidia*; *б* — простатический резервуар *P. mirabile*; *в* — проток *пж II* у *P. ascidia*; *км* — кольцевые мышцы; *он* — отростки нервных клеток; *пм* — продольные мышцы; *эр* — эпителий простатического резервуара; стрелки — микротрубочки в протоках *пж II*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3.

Fig. 4. The pars prostatica of *P. ascidia* (*a*, *в*) and *P. mirabile* (*б*).

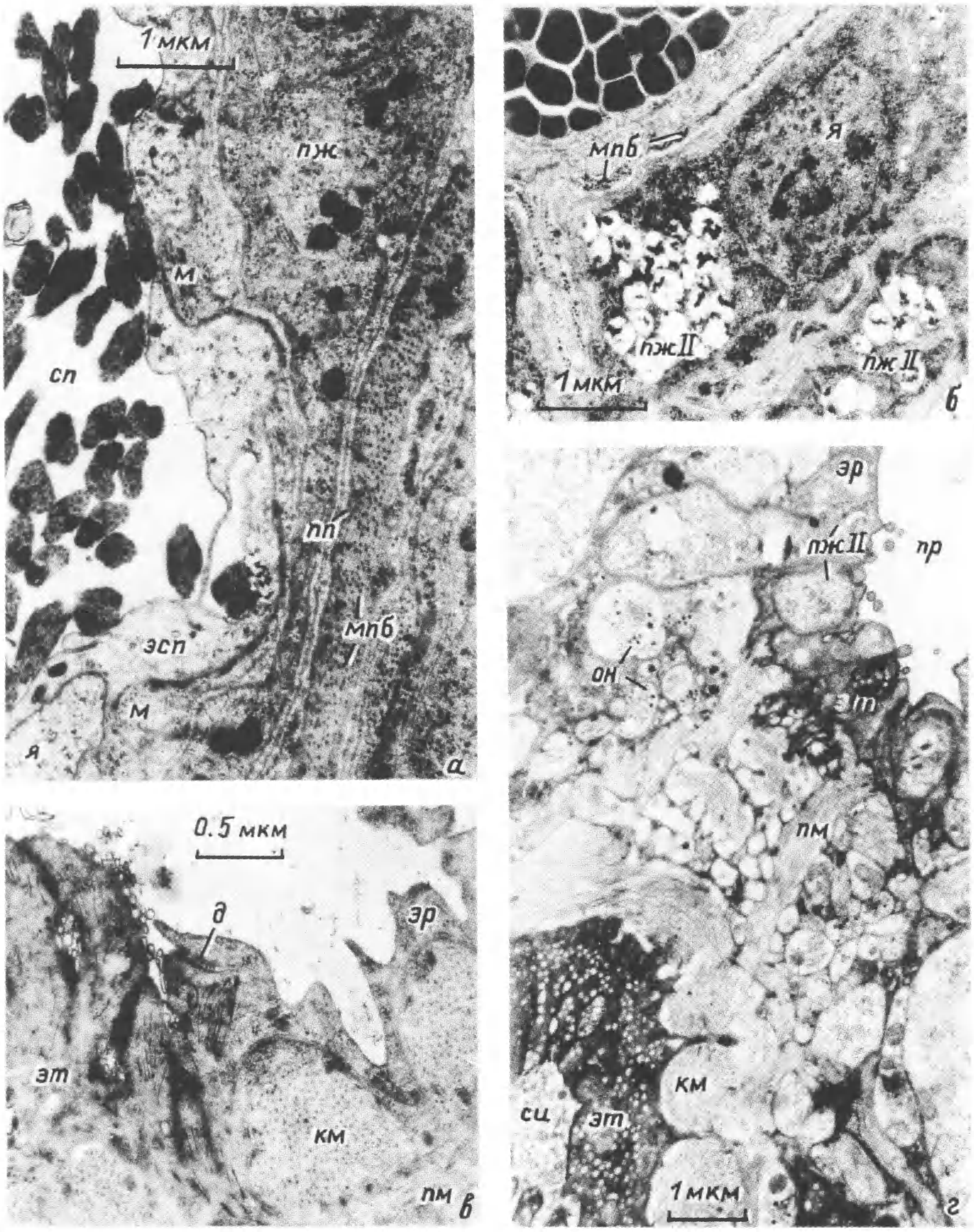

Рис. 5. Терминальная часть семяизвергательного канала и стенка половой бурсы *P. ascidia* и *P. mirabile*.

а — участок стенки половой бурсы у *P. mirabile*; *б* — участок стенки *пб* у *P. ascidia*; *в* — соединение 2-х типов эпителия в семяизвергательном канале *P. mirabile*; *г* — терминальная часть семяизвергательного канала у *P. ascidia*; *мпб* — мышечная стенка *пб*; *эт* — эпителий *сц*, представленный тегументом. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—4.

Fig. 5. The cirrus tube (*в*, *г*) and the cirrus sac (*а*, *б*) of *P. ascidia* and *P. mirabile*.